第10卷 第1期 动 物 学 研 究 Vol. 10, No. 1
1989年2月 ZOOLOGICAL RESEARCH Feb., 1989

金丝猴长骨的异速生长研究*

潘汝亮 王 红
（中国科学院昆明动物研究所，灵长类生物学研究室）

N. G. JABLONSKI
（香港大学解剖学系）

摘 要

文章利用14副成年金丝猴骨架（包括滇金丝猴*Rhinopithecus bieti*；黔金丝猴*R. brelichi*）对其长骨与体重间的异速生长进行了分析研究。结果表明，在金丝猴的生长发育过程中，前肢的生长速度大于后肢。这种形态特征与金丝猴在运动过程中攀爬垂直支撑物相联系。从肢间指数和生长系数看，金丝猴的前后肢与其它灵长类相比较，相对于体重来说比较短。这是在树上攀缘过程中使重心更接近支撑攀物和使身体稳定的一种适应。对躯干长(STL)，肱骨、桡骨、股骨和胫骨经多维变量分析说明了金丝猴的长骨与体重之间的关系，长骨的结构特征与狮尾狒（*Theropithecus*）、狒狒（*Papio*）、叶猴（*Presbytis*）、猕猴（*Mcaaca*）及长鼻猴（*Nasalis*）更为接近。在金丝猴的运动特征上，我们据此推测，它们有一部分时间在地上活动，但休息、睡觉、寻食及逃避敌害等时在树上。因此，在运动中，跳跃、臂摆荡和悬吊不是它们的主要运动方式。

关键词：金丝猴，长骨，异速生长，多变量分析

长骨与体重的异速生长研究可反映骨骼的一定形态特征变化，相应地与个体的一定变化相适应（Jungers *et al*., 1985）。象其它适应性变化一样，动物的生态和行为变化将使机体产生一定的几何结构的变化和生理变化，而机体结构的变化又能反映动物的行为和生态环境的变化。据生物力学的观点灵长类的前后肢在运动过程中具有不同的作用和功能，目前已引起很多灵长类工作者的极大关注（Manaster, 1979; Jungers 1985, 等）。四肢的骨骼形态很紧密地与运动机制相联系。根据这一性质，一般把灵长类的运动方式分为攀爬、跳跃、摆荡、半摆荡、四足型和二足型。在许多种类中，前肢的生长速度相对于后肢来说较快，或者等速地随个体的生长而增长。在前肢中，尺骨、桡骨（远侧端）比肱骨（近侧端）增长更快。但后肢的情况则相反(Beigert *et al*., 1972)。在灵长类的整个进化过程中，前后肢在相对地增长，而脊柱的长在相对地减少（Napier *et al*., 1967）。灵长类的运动是较复杂的力学问题，除与环境条件、身体结构有关外，

* 本课题得到中国科学院自然科学基金资助。在写作过程中还得到彭燕章、叶智彰两位副研究员的帮助及指正，特此一并致谢。

本文1987年5月5日收到，同年10月19日修回。

还与其社会结构相联系（Ripley, 1967）。因此，研究灵长类运动方式时，还必须考虑许多因素。但常用颅后骨和体重之间的关系对其运动特征提出一些假说，因为个体的大小及骨骼结构决定或限制了动物本身的行为和运动（Schaffler *et al.*, 1985）。

一些作者从形态和行为方面对川金丝猴（*R. roxellanae*），Davison, 1982; Napier *et al.*, 1967）及滇金丝猴、川金丝猴和黔金丝猴（张耀平等，1985）的大体骨骼结构作过描述。李致祥等（1981）和史东仇等（1982）对其生态和行为作过一些研究。但对它们的运动方式各作者有自己的不同见解。因此，本文想从长骨和体重的异速生长方面对金丝猴与其它灵长类作一些比较研究，并从形态与功能方面对其运动方式作一些探讨。

材料和方法

材料：以恒齿全部长出及骨骺线消失为依据，选用的骨骼标本有：滇金丝猴11副（3♂♂，8♀♀）和黔金丝猴3副（3♂♂）。

方法：躯干骨长度（从第一胸椎到骶骨尾侧端— Biegert *et al.*, 1972）作为反映个体大小的一个参数。Biegert *et al.*,（1972）认为，它与体重为等速（相等的速度）生长。但另一些作者(Jungers, 1984)认为，如考虑除跗猴外的全部原猴类(Strepsirhini)，体骨长（STL）与体重有很高的相关关系及与体重等速生长。但在狭鼻类中则不是这样。因此，我们在文章中把躯干骨长作为一个身体的几何结构的变量来考虑，而把肢骨的大小作为代表体重的参数（Juliy, 1967）。测量时分别量取肱骨、桡骨、股骨和胫骨的最大长度。

在研究异速生长时，许多作者（Jungers, 1979, 1984; Alexander *et al.*, 1979；等）把体重与肢骨之间的关系式描述为：$Y = ax^b$（X：体重，Y：肢骨长）。在此式中，a叫做生长常数，b叫做生长指数或斜率(White *et al.*, 1965;）。如果b = 0.33，两变量之间具有几何学上的等速生长；当b大于0.33时，说明因变量与自变量之间为正的异速生长，相反则为负的异速生长。Jungers（1985）对疣猴类研究后得出了体重与肢骨之间的关系式：

因变量	异速生长式
前肢长	$Y = 8.87X^{0.305}$
后肢长	$Y = 30.72X^{0.278}$
肱骨长	$Y = 5.27X^{0.37}$
桡骨长	$Y = 3.72X^{0.414}$
股骨长	$Y = 15.9X^{0.278}$
胫骨长	$Y = 15.4X^{0.273}$

本文根据不同的变量公式，对每一个标本的体重进行了估测性计算，然后相加再取其平均值。利用所得的体重作为自变量分别计算它与肱骨、桡骨、股骨、胫骨、前肢和后肢的异速生长常数和指数。同时，对肢骨占躯干骨的比例及肢间比例系数（臂指数，摆荡指数及脚指数——Napier *et al.*, 1967）进行了计算，最后通过多变量分析（多维变量分

析——Multidimensional Scaling, MDS)，把金丝猴与猕猴、狒狒、狮尾狒(*Theropithecus*)、长尾猴(*Cercopithecus*)、红长尾猴(*Erythrocebus*)、叶猴、长鼻猴、长臂猿(*Hylobates*)、合趾猿(*Symphalangus*)、猩猩(*Pongo*)、大猩猩(*Gorilla*) 和人类(*Homo*)的骨骼形态特征进行了比较研究。

结果及讨论

表 1 列出了肢骨、躯干骨长及体重的平均数($\overline{X}$)，变异系数(CV)。表 2 给出了肢骨与体重之间的异速生长常数和指数（斜率）。根据上述几个式子求得的平均体重为12,980克，此值很接近于Davison (1982) 报道的平均值 (13,400克)。因此，用Jungers (1985)所得出的狭猴类体重与肢骨之间的异速生长公式，对金丝猴的体重进行估测是基本可靠的。换言之，经过计算所得到的体重能代表原体重。

表 1　　金丝猴肢骨及体重的平均数和变异系数
Table 1.　　Standard appendicular variiables in *Rhinopithecus*

	肱骨 Humerus	桡骨 Radius	股骨 Femur	胫骨 Tibia	躯干骨 STL	体重 Body weight
平均数(X)	186.95	191.03	209.75	192.36	464.04	12.980(g)
变异系数(CV)	8.9	9.1	6.8	9.9	8.4	26.9

表 2　　金丝猴体重与肢骨异速生长系数
Table 2.　　Exponents of the allometric relationship between body weight and limb bones for *Rhinopithecus*

因变量 (Depent variable)	a	b	p测验
肱骨长	3.39	0.190	<0.05
桡骨长	3.44	0.192	<0.05
前肢长	4.06	0.199	<0.05
股骨长	3.90	0.153	<0.05
胫骨长	3.64	0.171	<0.05
后肢长	4.47	0.102	<0.05

前肢与后肢之间的差异 = arctanα（前肢）- arctanα（后肢）。在本文中，此值为0.15弧度。因此，由表 2 和前后肢差异值可知，在金丝猴中，前后肢都是负的异速生长（$b<0.33$）。但后肢较前肢表现出更大的负值，且前后肢的差值为0.15。这表明，在整个个体发育过程中，前肢的增长速度大于后肢的增长速度。这种异速生长特征是对

垂直攀缘（特别是对树干）的一种适应。张耀平等（1985）和李致祥等（1981）认为金丝猴的运动型为半摆荡方式（半树栖）。本文的分析结果与之较为接近。

在地栖四足型灵长类中，前肢主要起支持体重的功能，而在树栖的灵长类中，除此还起着重要的攀缘功能（抓握树干和树枝）和做许多技巧活动（摆荡、悬吊等），这种运动过程还伴随着肱骨内外侧径曲度的刚性增加。这些在整个的生长过程中促使前肢生长速度的加快；（Jungers, 1984; 1985; Schaffler *et al*., 1985）。在金丝猴中虽然前后肢都与体重呈负的异速生长（特别是后肢），但前肢的生长速度大于后肢，且具有较高的臂指数（见表3），仍有利于攀爬垂直支撑物。在野外的观察中，滇金丝猴栖息的树干直径约0.5—1.0米（与陈楠同志通讯），从解剖来看，三角肌、二头肌、臂肌、肱肌等都非常发达。这些骨骼肌很有利于它们的攀爬运动。前后肢的生长指数（b）没有达到显著性差异水平，较短的后肢可使金丝猴在运动中增强其稳定性。树栖灵长类较短的肢骨是对其运动方式的适应，其功能是使水平位置降低其重心和增加向前的推进力（Napier *et al*., 1967）。总之，与其它疣猴类相比较，金丝猴的攀爬能力（树栖时）由于有生长较快的前肢，较短的后肢和较发达的骨骼肌得到了增强。

表3 金丝猴的肢间指数

Table 3. Standard appendicular long bone indices of *Rhinopithecus*

肢间指数	摆荡指数	脚指数
平均数($\bar{X}$) 93.99	104.52	91.63
变异系(CV) 1.06	7.8	5.67

* 计算方法参照Napier等（1967）。

从摆荡指数看，金丝猴比猕猴、疣猴、长鼻猴、长尾猴、黑猩猩、猩猩、大猩猩更大，很接近于红长尾猴、狐猴（*Lemur*）、山魈（*Mandrillus*）、狒狒、叶猴、树熊（*Perodicticus*）、白臀叶猴（*Pygathrix*）。但短于长臂猿、短尾狐猴（*Indris*）、瘦眼镜猴（*Loris*）、合趾猿和跗猴（*Tarsius*）（Napier *et al*., 1967）。在地面上善于疾驰奔跑的动物与其它动物相较，上肢骨的远侧端（尺、桡骨）更长。如果从桡骨的相对长度来看，中等和极端树栖的种类均大于地栖种类，而高度地栖的种类则大于低度树栖的某些种类（Manaster, 1979）。根据上面的分析金丝猴似属于地栖生活和有时树栖的类群。

灵长类的躯干骨长在不同的分类阶元中是不同的（Biegert, *et al*., 1972），而在整个狭鼻类中它与体重呈负的异速生长（Jungers, 1984, 1985）。在金丝猴中也不例外（见图1、2）。相对短的躯干骨长度为攀爬的灵长类增加了身体的稳定性。因为在垂直树干上攀爬时，相对短的脊椎减少了身体的弯曲度，运动时的稳定性得到了加强。

Biegert（1972）研究了一些狭鼻类颅后骨的异速生长，表4列示了它们和金丝猴的一些骨骼变量。利用这些变量，通过多维变量和对应因子分析可研究金丝猴与其它狭鼻类颅后骨异速生长的差异性。

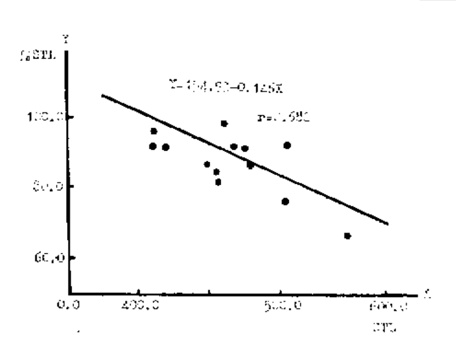


图 1　前肢与躯干骨之间的相关关系

Fig. 1 Relationship between forelimb and STL

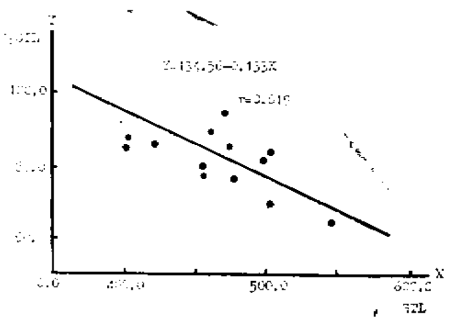


图 2　后肢与躯干骨之间的相关关系

Fig. 2 Relationship between hindlimb and STL.

表 4　　一些狭鼻类躯干骨长和肢骨占躯干骨长的百分比

Table 4.　STL and pecentage of limb bone as STL in some catrrhine primates

属　名 Genus	躯干骨长 STL	肱骨长 Humerus	桡骨长 Radius	股骨长 Femur	胫骨长 Tibia
猕　猴(*Macaca*)	336	39.4	38.7	46.6	42.6
狒　狒(*Papio*)	435	45.3	47.8	52.7	47.9
狮尾狒(*Thercopithecus*)	410	42.2	46.0	46.2	45.1
长尾猴(*Cercopithecus*)	276	35.5	35.0	43.1	42.0
红长尾猴(*Erythrocebus*)	345	41.1	46.0	48.3	47.3
叶　猴(*Presbytis*)	372	39.8	51.0	51.0	45.1
金丝猴(*Rhinopithecus*)	460.1	40.5	41.48	45.46	41.6
长鼻猴(*Nasalis*)	410.0	48.7	49.5	56.2	49.6
长臂猿(*Hylobaltes*)	292.0	79.1	87.8	68.7	59.3
合趾猿(*Symphalangus*)	339	83.4	92.2	64.3	54.4
猩　猩(*Pongo*)	493	69.6	69.2	52.2	47.3
黑猩猩(*Pan*)	483	58.3	54.3	56.9	48.8
大猩猩(*Gorilla*)	621	67.7	53.8	58.1	46.2
人　(*Homo*)	521	59.8	46.1	80.7	68.1

* 除金丝猴外，资料引自Biegert (1972)

经多维变量分析后的结果见图 3。从图来看，无论从主视方向（垂直面—a），还是从俯视方向（水平面—b），金丝猴的长骨结构特征与狮尾狒、狒狒、叶猴、猕猴及长鼻猴更为接近。从对应因子分析来看（见图 4），长臂猿、合趾猿、叶猴、猩猩和黑猩猩与肱骨和桡骨相对应（具较长的肱骨或桡骨），反映了这些种类较多地利用上肢射

行活动（如摆荡、悬吊等）；红长尾猴、长鼻猴、长尾猴和人类与股骨和胫骨相对应（相对长的股骨和胫骨），这与它们在活动过程中利用后肢跳跃（如两种长尾猴）及二足行走（人类）相联系；金丝猴、大猩猩、猕猴、狒狒和狮尾狒介于上述两者之间，具较长的躯干骨，表现了它们四足行走和半地栖性的特征。

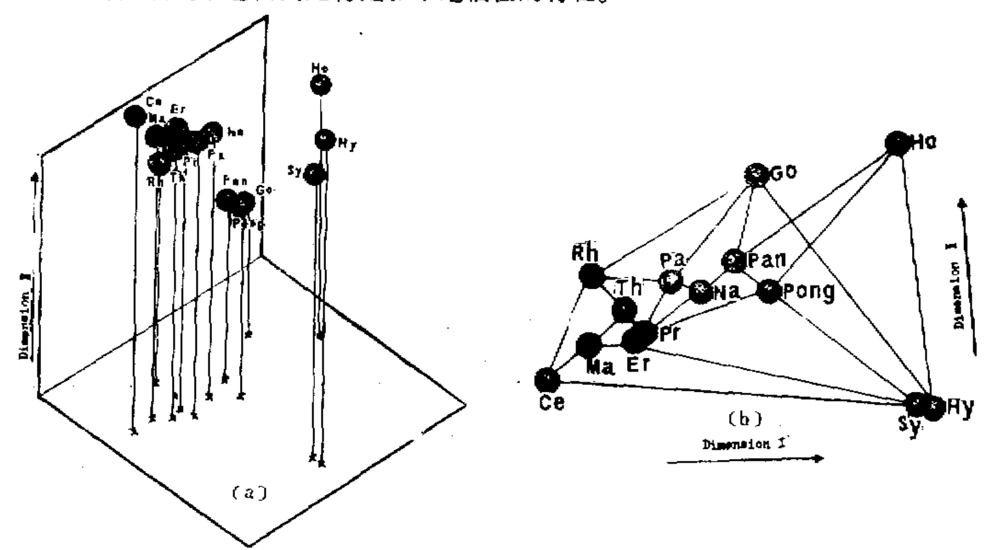


图 3　一些灵长类躯干骨长及肢骨所占其比例的多维变量分析

Fig. 3 Multidimensional scaling (MDS) of limb bones in some primates

Ce：长尾猴	Th：狮尾狒	Pa：狒　狒	Pong：猩　猩	Hy：长臂猿
Ma：猕　猴	Rh：金丝猴	Na：长鼻猴	Co：大猩猩	Sy：合趾猿
Er：红长尾猴	Pr：叶　猴	Pan：黑猩猩	Ho：人	

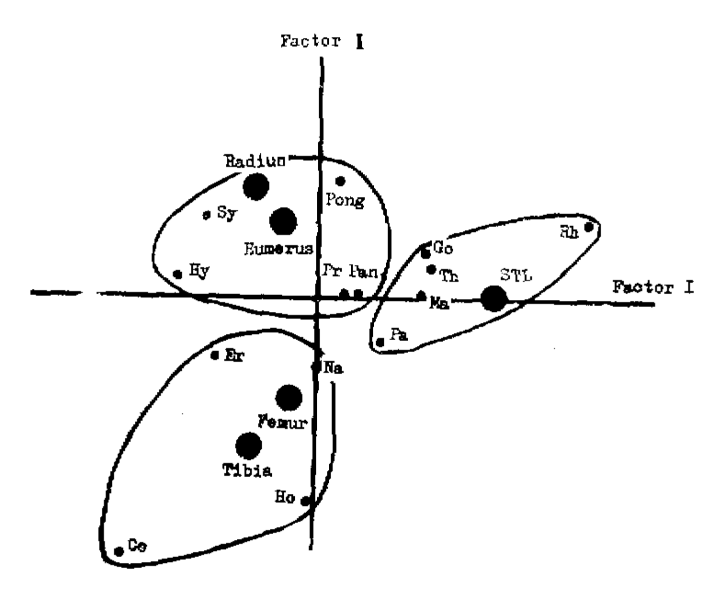


图 4　一些灵长类的躯干骨长和肢骨的对应因子分析（注明如图 3）

Fig. 4 Corresponding factor analysis on STL and limb bones of some primates (notes as in Fig. 3).

根据上述的分析，参考Napier at al.,(1967) 对上述除金丝猴以外的狭鼻类运动型的描述，我们对金丝猴的运动方式提出如下假说：金丝猴主要为地栖型，但为了寻食、休息、睡觉和逃避敌害进行树上活动。从骨骼结构来看，它们不善于跳跃、疾驰、摆荡和悬吊，但善于攀爬。这一假说接近于Davison (1982) 在动物园对川金丝猴的观察结果："运动方式很接近于地栖的猴类，但与树栖的疣猴有一定的差异…，雄性82.7%的时间生活于地面，雌性74.4%的时间生活于地面"。

总　结

本文对金丝猴的肢骨与体重的异速生长和肢间指数作了分析研究，并对躯干骨和肢骨进行多变量分析（多维变量和对应因子分析）。同时与其它狭鼻类作了比较研究。结果表明，由于前后肢与体重呈负的异速生长（特别是后肢）；肢间指数较长臂猿、短尾狐猴、瘦眼镜猴、合趾猿和跗猴更小，而与其它的树栖和四足运动型灵长类相似。如果仅考虑以上特征，金丝猴可粗略地分为半臂摆荡型灵长类（张耀平等，1985年）。本文除考虑上述特征外，对肢骨的异速生长和躯干骨、肢骨占躯干骨的比例进行多变量分析后认为，金丝猴主要在地上运动，但在寻食、休息和逃避敌害时则到树上活动。跳跃、摆荡和悬吊不是它们的主要运动方式，而是以四足型或攀爬为主。

参 考 文 献

史东仇等　1982　金丝猴生态的初步研究。动物学研究。3（2）：105—110。

张耀平等　1985　金丝猴某些骨骼的功能形态。动物学研究。6（2）：176—183。

李致祥　1981　滇金猴（*Rhinopithecus bieti*）的分布和习性。动物学研究。2（1）：9—15。

Alexander, P. M., A. Jayes, C. M. O. Maloiy and E. M. Wathuta 1979 Allometry of the limb bones of mammals from shrew (*Sorex*) to elephant (Loxosonta). *J. Zool.* LonP. **189**: 305—314.

Biegert, J. and R. Moureer 1972 Rumpfskelettlänge, allometrien und körperproptionen bei catarrhinen primaten. *Folia Primat.* **17**: 142—156.

Davison, G. W. H. 1982 Convergence with terrestrial cercopithecines by the monkey *Rhinopithecus roxellanae*. Folia Primatol. **37**: 209—215.

Fleagle, J. G. 1976 Locomation and posture of the Malayan siamang and implication for hominoid evolution. *Folia Primatol.* **26**: 245—269.

Jully, C. 1967 The evolution of the oaboons, In: *The Babbon in Medical Research*, Haboagborg (ed.), vol. II, pp: 23—50.

Jungers, W. L. 1978 The function significance of skeletal allometry in *Megaladapis* in comparison to living prosimians. *Amer. J. Phys. Anthropol.* **49**: 303—314.

Jungers, W. L. 1979 Locomotion, limb proportions and skeletal allometry in lemurs and lorises. *Folia Primatol.* **32**: 8—28.

Jungers, W. L. 1984 Scaling of the bominoid locomotor skeleton with special reference to lesser apes, In: *The Lesser Apes: Evolutionary and Behavioral Biology*, H. Preuschaft, D. J. Civors, W. Y. Brackeleman and N Creel (eds.), Edinburgh Univ. Press. Edinburgh.

Jungers, W. J. 1985 Body size and scaling of limb proportions in primates. In: *Size and Scaling in Primate Biology*, W. L. Jungers. (ed.), pp: 345—381. State University of New York at Stony Brook,

Stony Brook, New York.

Jungers, W.L., J. T. Stern, Jr. 1983 Body proportion skeletal allometry and locomotion in the Hadar Hominoids: a reply to Wolpoff. *J. Hum Evo.* 12: 673—684.

Napier, J. R. and P.H. Napier 1967 *A handbook of living Primates.* Academic Press, New York. pp: 385—402.

Oxnard, C., R. Germa, F. K. Jourffory and J. Lessertiseur 1981 A morphometric study of limb proportion in leaping prosimians. *Amer. J. Phys. Anthropol.* 54: 421—430.

Ripley, S. 1967 The leaping of langurs: a problem in study of locomotor adaptation. Amer. J. Phys. Anthropol. 16: 149—170.

Rose, M.B. 1973 Quadrupedalism in primates. *Primates* 14(4): 337—357.

Schaffler, M.B., D.B. Burr, W. L. Jungers and C. B. Ruff 1985 Structural and mechanical indicator of limb specialization in primates. *Folia Primatol.* 45: 61—75.

White, J and S.J. Goold. 1965 Interpretation of the coefficient in the allometric equation. *Am. Nat.* 99: 5—18.

LONG BONE AND SKELETAL ALLOMETRY IN *RHINOPITHECUS*

Pan Puliang Wang Hong

(*Department of Primate Biology, Kunming Institute of Zoology, Academia Sinica*)

N. G. Jablonski

(*Department of Anatomy, University of Hong Kong*)

13 adult *Rhinopithecus*, includes *R. bieti* and *R. brelichi* were analysed on the long bone and skeletal allometry. Somethings about limbs, skeletal trunk length (STL) and predicted body weight are dealed, From the results, we can see that the length of the forelimb increases faster than that of hindlimb, during the mature this adapte to climbing on the vertical supports. Reduction of both limbs serves to move the animals' climbing center closer to the support, and this is correlated with the higher intermembral index. considering the STL, humerus, radius, femur and tibia, *Rhinopithecus* is closer to *Theropithecus*, *Papio*, *Presbytis*, *Macaca* and *Nasalis*. So we hypothesis that *Rhinopithecus* live on the ground for most of the time. But for the eating, resting and escaping the danger in the trees. Brachiation, suspension rarely happen to them.

Kay words: *Rhinopithecus*, Long bones, Allometry, Multivariable analysis.